作物基因型與環境之交感

陳　成

摘　要

1. 作物的物種特質
2. 孟氏族群與種內變異
3. G × E 交感類別
4. 表型變方之劃分
5. 穩定性分析
6. 作物選種理論
7. 遺傳與育種之觀念
8. 無機、有機及文明演化

關鍵字： 作物、基因型、環境、GXE交感

國立台灣大學農藝系教授，蘇浩聰摘記

主持人、農業界的各位長官、來賓、及從事研究試驗工作的各位女士先生大家好。

因爲我不太習慣上台演講的緣故，所以對於被邀請上台當演講者，我向來是極力的婉謝推辭。但此次有感於劉新裕博士誠摯的心意邀請，於是破例應邀露臉來講這個老生常談的題目〝G × E Interaction〞。這是我大學教書三十餘年來不管是大學部或研究所碩、博士班在上課開場白中都會提出來談的題目。今天易地老調重彈，希望能老少咸宜、童叟無欺！

1. 作物的物種特質

〝作物〞是植物的一種，其顧名思義爲經人爲馴化後所栽培管理的植物物種。而其種類一般可分爲農藝作物，如食用、飼用、特用、……等及園藝作物如蔬菜、果樹、花卉、……等。所以作物即是一種植物物種。

各種作物必有其物種特性，而與遺傳及育種有關的特性有如下四項：

(1)**染色體的倍數性**。大約有 60% 以上的作物皆爲多倍體，而多倍體是植物物種演化的途徑，也是作物育種改良的有效工具。通常以根莖作爲主要改良對象的園藝作物，其一般皆爲同質多倍體 (autopolyploid)；而以穀實種子作爲主要改良對象的農藝作物，則一般皆爲異質多倍體 (allopolyploid)。兩者在細胞減數分裂、染色體配對分離、基因重組交換上有別於一般二元體物種。

(2)**單多年生**。作物有單年生（如五穀、蔬菜）及多年生（如果樹、牧草）之別。一般從事作物改良工作，在選種效應上單年生作物僅考慮到遺傳率 (heritability) 即可，而多年生作物就要再考慮有年份、環境效應的重複率 (repeatiability)，例如有隔年結果現象的果樹等。

(3)**自交或異交**。自交作物的遺傳組成份爲純質 (homogenity) 不分離，近親交配不會衰退；異交作物的遺傳組成份爲異質 (heterogenity)，近親交配會有弱勢現象。

(4)**有性與無性繁殖**。有的作物其繁殖需依賴有性生殖產生的種子，有的則可經由營養器官（如根、莖等）行無性繁殖。經有性生殖產生之種子在長成植株且雜交後可產生有遺傳分離的後裔；而由營養器官行無性繁殖的後代則只是單一基因型的營養系 (clone)。

2. 孟氏族群與種內變異

所謂孟氏族群 (Mendelian population) 之條件定義有三：一爲個體間能交配 (interbreeding individual)，二爲共享相同基因庫 (share a common gene pool)，三爲族群層次介於物種 (species) 與個體之間。具以上三個條件者稱之爲孟氏族群。一般統計遺傳、族群遺傳、數量遺傳學等之定理、定律皆需在具備孟氏族群的前提

下才能進行估算。

在此所講的基因型(genotype)變異僅包括種內(within speices)範圍。物種之下有亞種(subspecies)、半種(semispecies)及姊妹種(sibling species)等，這些是屬於生物種(biological species)，其與一般型態種(mophological species)在演化上有別。

下列與孟氏族群有關連者為生物小種(biological race)的變異，例如生理小種(physiological race)、染色體小種(chromosomal race)、生態種(ecotype)、營養系(clone)、品種(variety)、品系(strain)、自交系(inbred)、栽培品種(cultivar)、純系(pure line)、生物型(biotype)、同源系(isogenic line)、……等，這些都可稱做基因型的變異。

●環境效應(environment effect)

影響作物生育之環境包括有季節天候、地域土異等。其分類如下：

(1)大環境(macro-environment)。如年份(year)、地域(location)、季節(seasional)，在熱帶中有乾季(dry)、雨季(rain)之別。

(2)小環境(micro-environment)：包括植株行間、行內(株間)之土異及微氣象因素。

本省地處亞熱帶(subtropic)，春秋期作效應顯著。

3. G×E交感類別

以2 by 2(genotype V1,V2; environment L1,L2)表示，在圖1中兩品種在兩環境下的交感情形有8種組合。左列三種組合中之兩線平行無交點，故皆無交感效應；右列五種組合中之兩線皆有交點，故具交感效應且有正負之分。

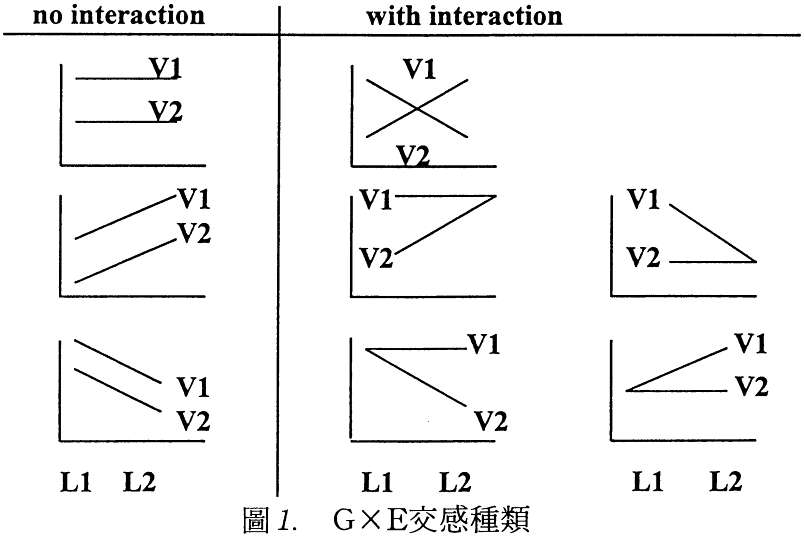

圖*1*. G×E交感種類

4. 表型變方之劃分

作物性狀之表型變方 (phenotypic variance ,Vp) 縮寫爲P，基因型變方(genotypic variance ,Vg) 縮寫爲G，環境變方 (environment ,Ve) 縮寫爲E。

表*1.* 表型變方之劃分

P＝phenotype.　G＝genotype.　E＝environment.

P＝E	Lysenko	non-gene	營養系	俄.共.
P＝G	Mendel	major gene	分類性狀	德.帝.
P＝G＋E	Fisher	multigene	園藝作物	美.資.
P＝G＋E＋(G＋E)	Modern	polygene	農藝作物	中.三.

作物依種類而異，有無性繁殖的營養系、有不同收穫項目之農園藝作物，其性狀之外觀表現稱之爲表型。表型變異 (phenotypic variation) 有些受制於內在先天遺傳質基因之作用稱爲基因型（因子型），有些則受環境因素所左右，更有些是受G×E的交感效應所支配。這些表型變異林林總總的現象，因爲依據不同的學者所利用作物或性狀的不同，在經長期試驗後分別得到不同結論，有的則發展爲定理假說。若後學者不明究理，常會看的滿頭霧水而無所適從。

爲了釐清正確觀念，首先從P = E說起。前蘇聯的植物學家Lysenko最早發現小麥春化作用 (vernalization)，其由此認爲環境可以改變表型，而提出非孟德爾學說，最後成了蘇俄共產黨學派認爲環境可改造生民萬物的理論依據。但從作物遺傳的眼光中來看，P = E其實僅是一種營養系或生態種的表現，環境可以改變表型但無法改變生物的基因型。

再來是 P=G ，在孟氏遺傳定律的重新被發現後，由於一些分類性狀中主效基因的表現顯著，而錯導了如納粹德國希特勒之優生種族論，而竟然發動二次世界大戰以致造成全人類的浩劫。

之後由美國生物統計學者致力於作物改良，發現作物高產的條件需具備有優良的基因型（品種）及栽培環境，於是 P = G + E 的學說成立。這些作物的性狀單純及遺傳參與的基因不多，例如一些特殊園藝作物，在適種、適時、適地之下皆有良好的表現。此理論恰可譬爲美國資本主義的觀點在於勞 (E) 資 (G) 的和諧。

做爲人類糧食之五穀雜糧作物，其生產工作實爲維繫民生道德之產業，故生產之模式不得不愼重考慮。因此 P = G + E + (G × E) 之模式於焉產生。穀實爲植物（作物）最終之產物，無計其數的微效基因參與這生產之遺傳行爲。除了先天的基因型（品種）及後天的環境栽培配合外，G × E之交感效應常存在其間。於農事栽培時吾人儘可能希望不受G × E交感效應之影響，以使表型穩定性提高。但以農立國的中國食口衆多，食作生產模式的考慮不得不愼重，而以G、E、G × E三者並重作爲對策。

從譜系育種進入初級試驗、中級試驗、高級試驗、區域試驗、地方適作等這些步驟都是在重複驗證G × E交感的效應以提供穩定的產量。茲將表型效應、基因型效應、環境效應及G × E交感效應之有關具體因素以圖 2 表示以供參考。並以圖 3 簡單的數學統計模式表示各個效應。

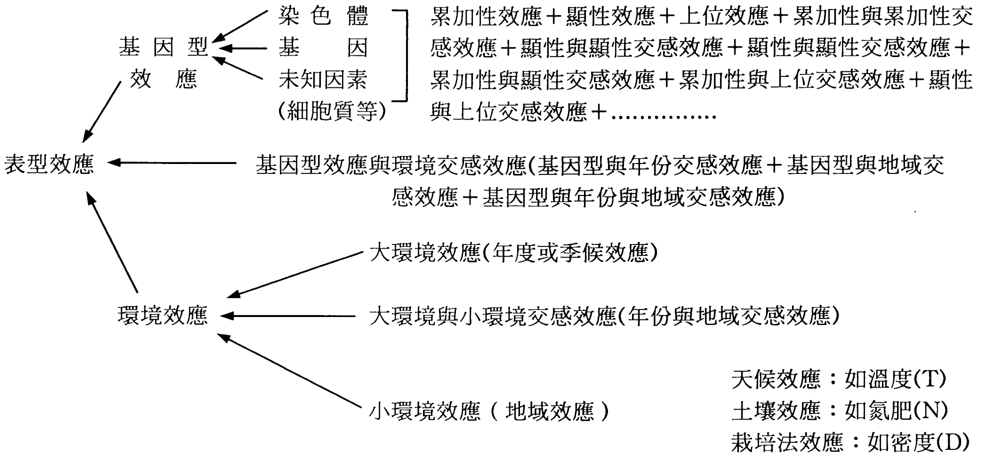

圖 *2.* 表型、基因型、環境及G×E效應之具體劃分

$$p_{ijkl} = \mu + \underbrace{g_i}_{\text{G effect}} + \underbrace{l_j + y_k + (ly)_{jk} + r_{ikl}}_{\text{E effect}} + \underbrace{(gl)_{ij} + (gy)_{ik} + (gly)_{ijk}}_{\text{G} \times \text{E effect}} + \underbrace{e_{ijkl}}_{\text{Error}}$$

p: phenotype　　g: genotype　　l: location
y: year　　r: replication　　e: error

圖 *3.* 表型變方劃分之數學統計模式

5. 穩定性(stability)分析

植物間對環境有其緩衝調節(homeostasis)的作用，其緩衝（buffering）機制有兩種。一爲自身調節（developmental homeostasis），例如均質族群之自交系或 F1 個體間之個體緩衝。另一爲族群或遺傳調節（populational homeostasis），例如天然授粉個體或 F2 個體間在異質族群內之緩衝，除了有自身調節外尙有異質個體間的遺傳緩衝。

表 2.　G × E 的交感模式

G	×	E	Interaction model
Fix	×	Fix	Fix model
FX	×	Random	Mixed model
Random	×	Fix	Mixed model
Random	×	Random	Random model

表 2 爲G × E的交感模式，其中固定型（fix）及逢機型（random）交感的定義如下：

若依某特殊的地理分佈、分類特性、生長習性去挑選所得參試品系，則此參試基因型爲固定型；若是從廣泛的種源中逢機取出參試品系者，則此參試基因型爲逢機型。環境有顯著春秋期作，而期作爲固定型；年份在長期大氣變化中歸屬爲逢機型。在地域效應方面例如本省東南西北四處氣候土宜懸殊，此時地域效應爲固定型；若試作之地點是從一個均勻大環境下（例如生長帶）所選挑出者，則此地域效應爲逢機型。在雜交後裔譜系中之選系爲固定型；在雜交後裔混合族群中之選系爲逢機型。 .... 。

因固定或逢機模式之確定攸關變方成分顯著性之結果，故其判定必須正確不可混淆。

● 穩定性測驗 (Eberhart and Rassell1966)

$Y_{ij} = \mu_i + \beta_i I_j + d_{ij}$　　　b_i ：迴歸係數

$S2d_i$ ：離迴歸變方

一般穩定性測驗皆採用迴歸及離迴歸變方分析法，其方法簡單易懂。

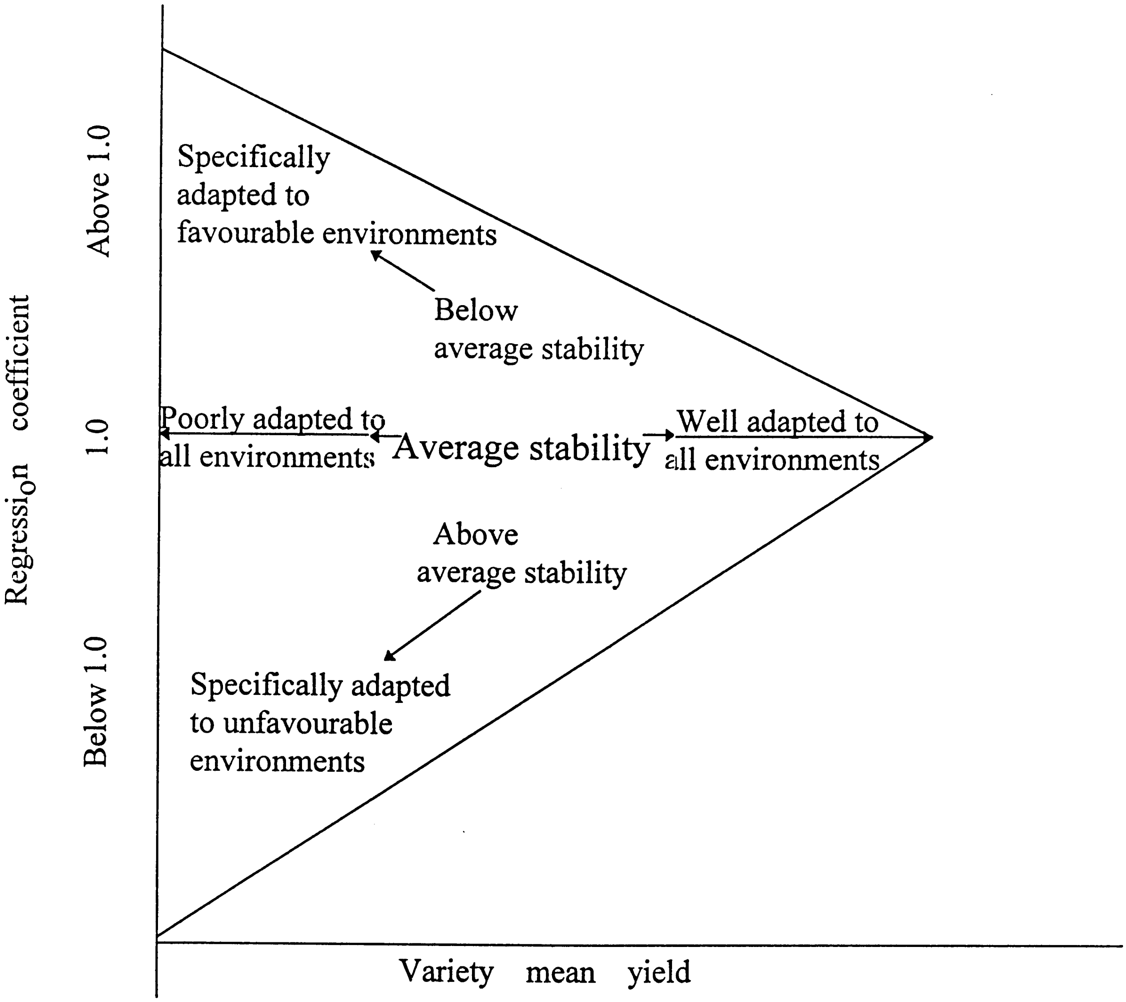

圖 *4*. 品種對環境之適應性及穩定性標準(仿 Finlay and Wilkinson,1966)

作物產量之穩定性包含三種：一爲在不同季節時之穩定性，二爲在不同地域時之穩定性，三爲在不同地區、不同季節時之穩定性。由圖 4 觀之，迴歸係數近於 1.0 者表示具有平均穩定性 (average stability) 。若同時伴隨高產結果，則此品種具有一般適應性 (general adaptability) 。若其伴隨的是低產結果，則此品種對於所有環境之適應性較差。迴歸係數大於 1.0 者表示對環境之改變較爲敏感，且對於高產環境具有較大之特殊適應性 (specific adaptability) 。迴歸係數小於 1.0 者則表示對於環境改變有較大忍受力，因此對於低產環境有較大之特殊適應性。

6. 作物選種理論

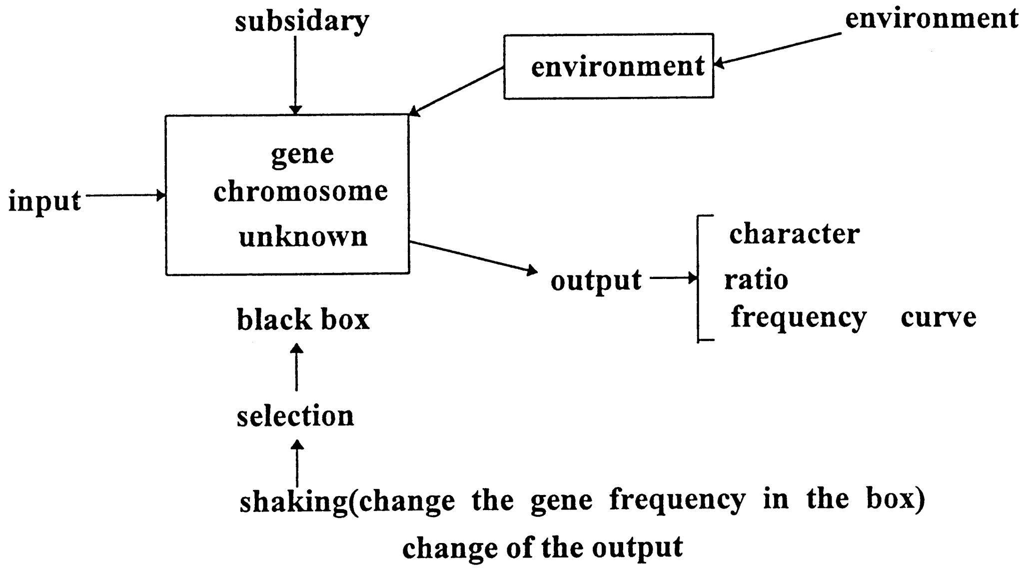

圖 5. 黑箱選種理論

圖 5 中所謂黑箱 (black box) 其中包括基因、染色體及未知物。在黑箱作業中外來〝輸入〞(input) 爲有效環境、控制效應及其他因素。選種的原理好比是在搖動黑箱，使黑中之染色體、基因及其他未知物發生改變，例如染色體的配對分離、基因交換組合等，使得〝輸出〞(output) 的頻度改變。經搖動（選種）黑箱後，〝輸出〞所顯現的三種現象爲性狀改變、分離比及頻度分佈，這些資訊可以提供實際的育種選拔。

7. 遺傳與育種之觀念

遺傳與育種像是一體之兩面，相關密切。育種之理論在於遺傳學，遺傳的驗證則應用於育種。不管現代遺傳學的範疇如何廣泛，皆可應用於育種法的實施。茲將現代遺傳學的領域範疇與育種應用實施方法作一個模擬的比較：

現代遺傳學包括了三個重要領域，一個是以孟氏遺傳爲基礎的古典遺傳學 (Classic Genetics)、另一個是以生物化學爲工具，分子基因爲鑽研目標之時尚的分子遺傳學；第三個是以生物統計學爲工具，以廣博族群演化爲目標的族群遺傳學（演化論）等三個領域。目前分子遺傳學與族群遺傳學兩個極端領域又分久漸合，例如演化證據常藉助分子技術來判定親源關連，分子遺傳更是利用演化物種題材來彰顯成效。這些科技整合也可反映在育種學的範疇。

育種學也有三大領域，一個是基礎的傳統育種法領域，另一個是數量遺傳領域，其亦以藉助生物統計學為基礎以達到作物產量的提昇。第三個則是生化遺傳領域，以生化遺傳為基礎達成作物品質的改進。如今若能將品質與高產的目的合一，那將是完美無缺的育種實施方法。圖 6 所示可提供使遺傳與育種兩者之間的觀念更為清晰。

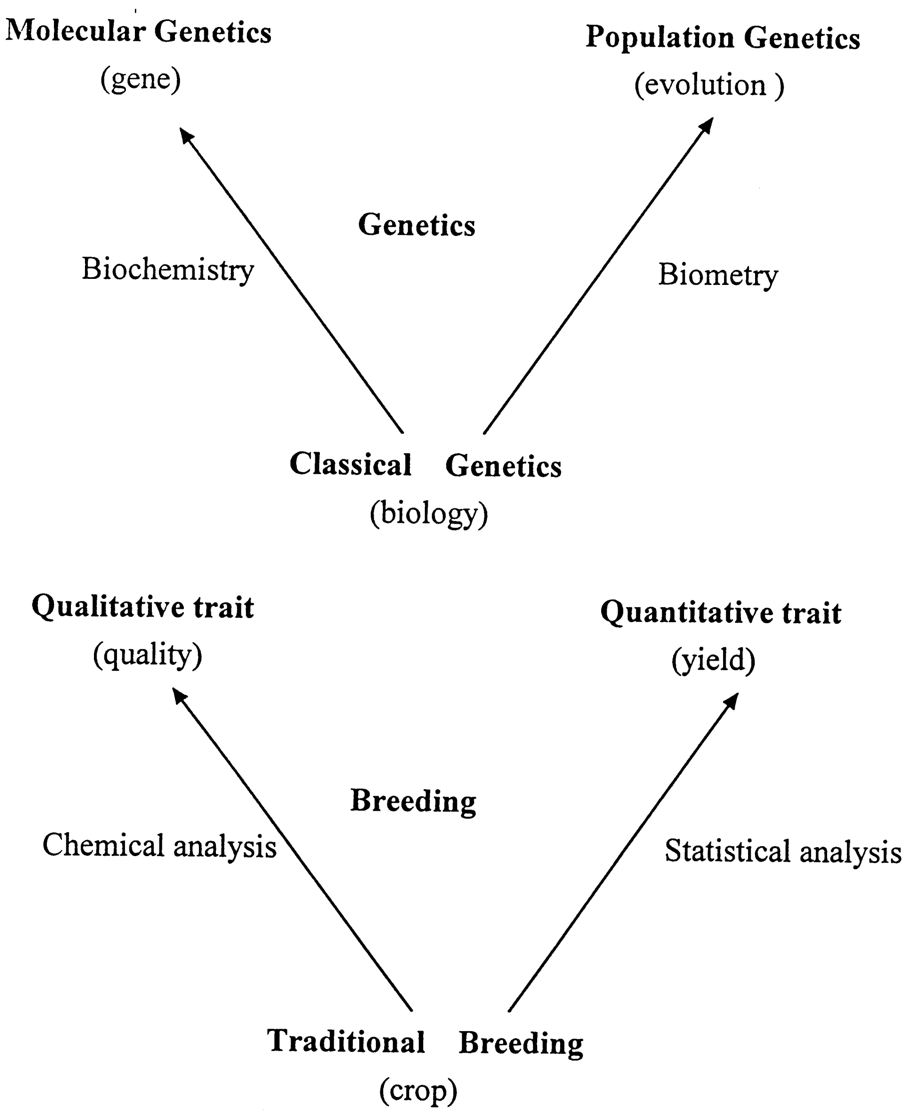

圖 *6.* 遺傳理論與育種實施之觀念

8.無機、有機及文明演化

最後以三張從前旅遊世界時所拍攝之幻燈片作爲今天的演講結尾。 47 億年前地球出現後即開始無機演化 (inorganic evolution) ，此可從超級大陸板塊的漂移得知。而澳洲大陸是目前世界上最古老的板塊。這張幻燈片 (圖 7) 是在澳洲中部愛麗絲泉市 (Alice Spring) 附近所攝得的一座岩山稱爲艾亞斯岩石 (Ayers Rock) 。請注意！這整座岩山就只由一粒單一岩石形成，且是一粒方圓 9 公里、高 350 公尺、地球上最巨大的石頭。除了其爲自然界的奇觀外，重點是在這岩石周遭渺無生機，證實地球之無機演化仍在進行中。

第二張幻燈片 (圖 8) 所拍攝地點爲位於中美洲赤道國厄瓜多 (Equador) 附近距陸地 500 海浬的加勒巴哥群島 (Galapagos island)(當年達爾文曾經拜訪過的演化島) ，島上除了有陸鬣蜥蜴外，尙有一種全世界僅存的海鬣蜥蜴 (marive iquana) ，此種海鬣蜥蜴需離海上岸，在攝取大量太陽熱能後才能再次下海攝食海草維生。此種特有之有機演化 (organic evolution) 仍以陽光熱能爲生存的動力。

第三張幻燈片 (圖 9) 地點在馬丘比丘 (Machupicchu) ，爲位於秘魯 3000 公尺高地上著名的馬雅印加文明建築遺址，四周崇山峻嶺圍繞而與外界隔絕。馬雅人首創二十進位法並具有高度的天文曆法以及石砌文化與十分完備的高山梯田灌溉工程。但由於馬雅人之〝刀耕火種〞破壞自然生態，而使印加文明終告滅絕。

由這三張幻燈片中，我們知道地球是從無機演化走到有機演化後才有了生靈萬物且遵循物競天擇法則。但自從人類有了文明演化就開始破壞生態平衡。如再不能自省，勢將禍延子孫，重蹈印加文明滅絕之覆轍。吾人豈可坐視之！

最後再次謝謝各位不厭其煩的聆聽。謝謝！

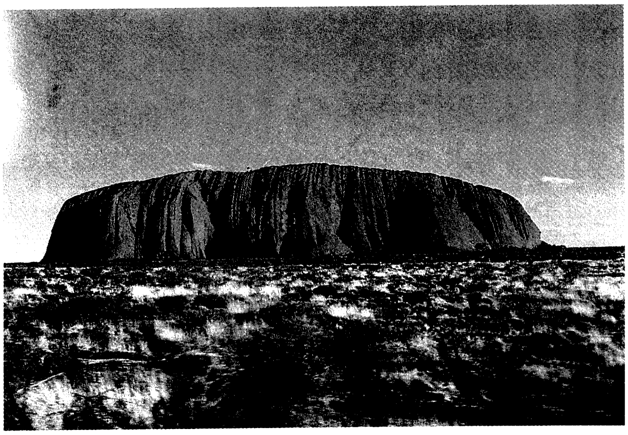

圖 7. 無機演化———位於澳洲中部 (古老板塊中央) 方圓 9 公里高 350 公尺之艾亞斯岩石 (Ayers Rock) 四周渺無生機。

圖 *8.* 有機演化———位於赤道加勒巴哥群島 (Galapagos island) 上之海鬣蜥蜴 (marive iquana) 上陸攝取太陽熱能。

圖 *9.* 文明演化———位於秘魯高地崇山峻嶺中之馬雅印加文明，馬丘比丘 (Machupicchu) 遺址。

Interaction of Genotype and Environment in Crop

Cheng Chen

Content

1. Genetic Characterisitcs of Crop Species.
2. Mendalian Population and Race Variation.
3. Kinds of G x E Interaction.
4. Partition of Phenotypic Variance.
5. Stability Analysis.
6. Theory of Plant Selection.
7. Concept of Genetics and Breeding.
8. Inorganic,Organic and Cultural Evolution.

Key words : Crop, Genotype, Environment, G x E Interaction.

Professor, Department of Agriculture, National Taiwan University.